

Première Partie : Étude Bibliographique

CHAPITRE 1 L'hôte : *Apis mellifera* Linnaeus

Les abeilles sont des insectes qui appartiennent à l'ordre des Hymenoptera, à la super-famille des Apoidea, et à la famille des Apidae (Figure 1).

La France compte environ 1000 espèces d'abeilles (au sens large: les membres de la super-famille des Apoidea); il y en aurait près de 2500 en Europe et 20 000 de part le monde (Michener, 2007 ; Rasmont *et al.*, 1995).

Quelques espèces d'abeilles ont été domestiquées par l'homme pour leurs productions. L'espèce domestique, la plus exploitée dans le monde et de façon exclusive en Europe, est *Apis mellifera*.

Dans notre exposé, nous utiliserons le terme 'abeille' en son sens commun, c'est-à-dire les membres de l'espèce *Apis mellifera* Linnaeus.

On appelle colonie d'abeilles l'ensemble des individus peuplant une ruche. Une abeille isolée est incapable de survivre.

Trois types de membres appelés castes se côtoient au sein de la colonie: les ouvrières, les mâles ou faux-bourdons et la reine. La colonie d'abeille est qualifiée de monogyne, c'est-à-dire qu'elle ne contient qu'une seule reine, unique femelle reproductrice.

L'abeille est une espèce eusociale, c'est-à-dire qu'il existe au sein de la société d'abeilles une forte cohésion entre les membres, une division du travail entre individus adultes avec des spécialisations individuelles, une coopération dans l'entretien du couvain et un chevauchement des générations.

La théorie de sélection de parentèle initialement développée par Hamilton en 1964 prévaut aujourd'hui pour expliquer l'apparition de comportements altruistes au cours de l'évolution chez cette espèce.

Figure 1 : Classification systématique classique de l'abeille domestique *A. mellifera*.

Pour un rang taxonomique donné, le taxon correspondant à celui de l'abeille *Apis mellifera* est matérialisé en vert. Pour ce taxon, l'ensemble des taxons du rang taxonomique inférieur sont proposés.

Classification réalisée à partir des données des contributeurs de Wikipédia (c, d, e, f, g, h, i, j, k) (2011) et de ITIS (2011).

Embranchement :	Arthropoda
Sous-embranchement :	Chelicerata Crustacea Hexapoda Myriapoda Trilobitomorpha
Classe :	Entognatha Insecta
Sous-classe :	Apterygota Pterygota
Infra-classe :	Neoptera Palaeoptera
Super-ordre :	Endopterygota Exopterygota
Ordre :	Coleoptera Diptera Hymenoptera Lepidoptera Mecoptera Megaloptera Neuroptera Raphidioptera Siphonaptera Strepsiptera Trichoptera
Sous-ordre :	Apocrita Symphyta
Infra-ordre :	Aculeata Parasitica
Super-famille :	Apoidea Chrysoidea Vespoidea
Famille :	Ampulicidae Andrenidae Apidae Colletidae Crabronidae Dasypodidae Halictidae Heterogynidae Megachilidae Meganomiidae Melittidae Sphecidae Stenotritidae
Sous-famille :	Apinae Nomadinae Xylocopinae
Tribu :	Anthophorini Apini Bombini Centridini Ctenoplectrini Emphorini Ericrocidini Eucerini Euglossini Exomalopsini Isepeolini Melectini Meliponini Osirini Protepeolini Rhathymini Tapinotaspidini Tetrapedini
Genre :	<i>Apis</i>
Sous-genre :	<i>Apis</i> <i>Megapis</i> <i>Micrapis</i>
Espèce :	<i>Apis cerana</i> <i>Apis koschevnikovi</i> <i>Apis mellifera</i> <i>Apis nigrocincta</i>
Sous-espèce :	<i>A. m. adamii</i> , <i>A. m. adansonii</i> , <i>A. m. anatoliaca</i> , <i>A. m. armeniaca</i> , <i>A. m. capensis</i> , <i>A. m. carnica</i> , <i>A. m. caucasica</i> , <i>A. m. cecropia</i> , <i>A. m. cypria</i> , <i>A. m. iberica</i> , <i>A. m. intermissa</i> , <i>A. m. jemenitica</i> , <i>A. m. lamarckii</i> , <i>A. m. ligustica</i> , <i>A. m. lihzeni</i> , <i>A. m. litorea</i> , <i>A. m. macedonia</i> , <i>A. m. major</i> , <i>A. m. meda</i> , <i>A. m. mellifera</i> , <i>A. m. monticola</i> , <i>A. m. ruttneri</i> , <i>A. m. sahariensis</i> , <i>A. m. scutellata</i> , <i>A. m. sicula</i> , <i>A. m. unicolor</i>

1. Anatomie de l'abeille adulte

Le corps de l'abeille est constitué d'un exosquelette de chitine formé d'une série de lamelles dures reliées entre elles par des membranes. Cet exosquelette procure une protection vis-à-vis du milieu extérieur. Il sert également de point d'ancrage aux différents muscles.

Le corps de l'abeille est divisé en trois régions principales : la tête, le thorax et l'abdomen (Figure 2).

Figure 2: Les trois régions principales du corps de l'abeille ouvrière (Winston, 1993).



La tête a pour fonction d'ingérer et digérer partiellement la nourriture au moyen des pièces buccales et des glandes associées. La tête, par l'intermédiaire des yeux, des antennes et des poils sensitifs, est la région sensorielle majeure du corps.

Le thorax est constitué de 3 segments thoraciques, plus une extension du premier segment abdominal. Il porte les éléments locomoteurs de l'abeille. Chacun des trois segments thoraciques porte une paire de pattes. Les deux segments thoraciques postérieurs sont également dotés d'une paire d'ailes.

L'abdomen est constitué de 7 segments visibles reliés entre eux par une membrane intersegmentaire. Chaque segment abdominal est constitué d'une plaque dorsale appelée tergite, et d'une plaque ventrale appelée sternite. Le dernier segment comporte l'appareil vulnérant, l'appareil reproducteur et le rectum. L'intérieur de l'abdomen est composé d'une grande partie du système respiratoire trachéen, du système digestif et du système reproducteur (Winston, 1993).

Le système circulatoire de l'abeille est un système ouvert constitué uniquement d'un cœur dorsal et d'une aorte reliant la tête à l'abdomen. Chez les insectes, les systèmes respiratoire et circulatoire sont séparés. L'hémolymphe joue ainsi un rôle mineur dans le transport des gaz respiratoires. Les fonctions principales du système circulatoire, via l'hémolymphe, sont d'assurer le transport des éléments nutritifs de l'intestin moyen vers l'ensemble des cellules du corps, d'évacuer les déchets issus du métabolisme cellulaire en les envoyant vers les organes excréteurs, de lubrifier les éléments anatomiques permettant les mouvements du corps et de procurer une défense contre les agents pathogènes (Winston, 1993).

2. Les différentes castes

2.1. Les femelles

Les œufs fécondés diploïdes engendrent soit des reines possédant la capacité de reproduction, soit des ouvrières ne se reproduisant pas en présence de la reine (Fries et Camazine, 2001).

La différenciation est déterminée au stade larvaire par une nourriture différente entre larves d'ouvrières et larves de reines durant les 3 premiers jours et demi de la vie larvaire (Rembold *et al.*, 1980).

2.1.1. La reine

La reine (Figure 3) dans ses premiers jours de vie s'accouple à l'extérieur de la ruche, avec 6 à 30 mâles successivement (Oldroyd et Crozier, 1996). Le sperme est stocké dans une poche appelée spermathèque, et est utilisé durant toute la vie de la reine. Les œufs sont pondus au fond d'une alvéole de cire (ou cellule). La reine peut pondre jusqu'à 2000 œufs par jour (soit le propre poids de la reine), pendant une vie de 3 à 5 ans. Un mécanisme musculaire permet à la reine de choisir de pondre des œufs non fécondés haploïdes ($n = 16$), qui se développeront en individus mâles (parthénogenèse arrhénotoque) ou des œufs fécondés diploïdes ($2n = 32$) qui se développeront en individus femelles (reines ou ouvrières). La reine étant fécondée successivement par plusieurs mâles, la population d'abeilles est constituée de sœurs et de demi-sœurs, chaque sous population de sœurs étant appelée "fratrie". La reine a, outre son rôle de reproduction, un rôle de cohésion dans la colonie d'abeilles par la sécrétion de phéromones (Polycopié d'enseignement de zoologie appliquée de l'ENVA, 1996 ; Vandame, 1996).

Figure 3 : Une reine d'abeilles (Contributeurs de Wikipédia, 2011a).



2.1.2. Les ouvrières

Les ouvrières (Figure 4) constituent la caste la plus nombreuse au sein de la population d'abeilles. Les ouvrières sont des femelles stériles, dont le fonctionnement ovarien est bloqué par les phéromones produites par la reine. Certaines de ces ouvrières peuvent cependant pondre, mais uniquement dans une situation d'absence de reine (colonie orpheline). Dans ce cas précis, la descendance engendrée sera exclusivement mâle.

Figure 4 : Abeilles ouvrières sur un cadre de couvain ouvert rempli d'œufs et de larves (Contributeurs de Wikipédia, 2011c).



Jours et nuits, les ouvrières assurent différents travaux au sein de la ruche. Une organisation particulière caractérisée par une division du travail entre les individus de la colonie est observée. Dès la naissance, les jeunes abeilles effectuent le travail de nettoyage des alvéoles et la ventilation de la ruche. Du 3^{ème} au 10^{ème} jour suivant leur émergence, les ouvrières deviennent nourrices et alimentent les larves. Après le 10^{ème} jour, elles réalisent le stockage des provisions, et alors que les glandes cirières entrent en activité, elles construisent de nouveaux rayons et operculent le couvain. Du 18^{ème} au 21^{ème} jour, elles travaillent à la défense de la colonie. À partir du 20^{ème} jour, les ouvrières sortent de la ruche pour butiner.

En réalité, la division du travail est moins stricte que ce qui a été décrit précédemment. Une plasticité comportementale de l'abeille ouvrière permet des régulations en fonction des besoins de la colonie (Figure 5) (Polycopié d'enseignement de zoologie appliquée de l'ENVA, 1996 ; Vandame, 1996).

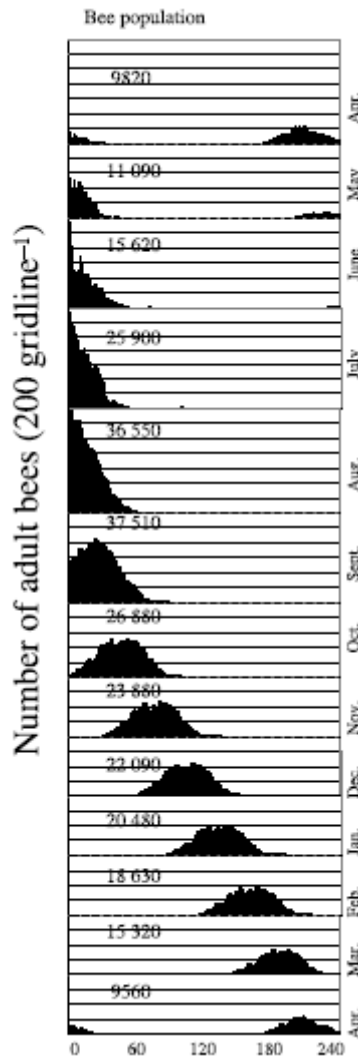
Figure 5 : Les différentes activités des ouvrières en fonction de l'âge (Gould J. et Gould C., 1993).



Le temps passé en vol semble déterminant pour la durée de vie d'une ouvrière. Ainsi, en période de forte activité, la durée de vie d'une ouvrière est plus faible (Neukirch, 1982). La durée de vie moyenne d'une ouvrière varie au cours de l'année. Elle est d'une quinzaine à une trentaine de jours en période d'activité (maximum = 70 jours) (mai à septembre) et peut atteindre 8 mois (243 jours) en période hivernale (Figure 6) (Fluri, 1994).

Figure 6 : Distribution de l'âge des ouvrières (en jours) d'une colonie saine au cours de l'année (Martin, 2001b).

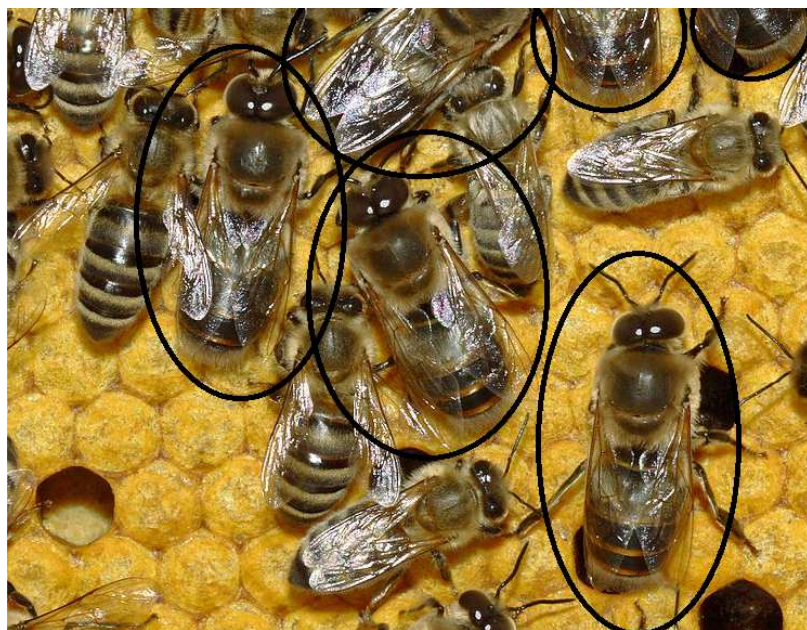
[Bee population = population d'abeilles, Number of adult bees (200 gridline-1) = nombre d'abeilles adultes (200 par ligne)]



2.2. Les mâles (ou faux-bourçons)

Les œufs non fécondés, haploïdes, engendrent des mâles appelés faux-bourçons (Figure 7). Ces mâles sont choyés par les ouvrières au printemps, lorsque de nouvelles reines peuvent être élevées, tolérés pendant l'été, chassés ou massacrés à l'automne. Ainsi, leur population varie de 0 à 6000 au sein de la colonie selon la période de l'année. Ils meurent généralement pendant ou peu après l'accouplement unique lorsqu'il se produit (Baer, 2005). Dans le cas contraire, leur espérance de vie dépasseraient rarement les 60 jours (Page et Peng, 2001). Les faux-bourçons ont principalement une fonction de reproduction. Ils peuvent également participer à la ventilation de la ruche en cas de forte chaleur (Polycopié d'enseignement de zoologie appliquée de l'ENVA, 1996 ; Vandame, 1996).

Figure 7 : Faux-bourdons (encadrés) et ouvrières sur un cadre de couvain operculé (adapté, Contributeurs de Wikipédia, 2011c).



3. Ontogenèse d'*A. mellifera*

Le couvain, au sens strict, est l'ensemble des formes pré-imaginale de l'abeille présentes dans les alvéoles aboutissant à l'émergence d'un imago. Quelle que soit la caste, on observe toujours sept stades de développement pour le couvain d'abeilles: le stade œuf, cinq stades larvaires, et le stade nymphal.

Nous utiliserons toutefois le terme couvain dans son sens usuel, qui inclue également la forme imaginaire pré-émergente contenue dans les alvéoles de couvain operculé. L'émergence est ainsi prise comme référence lors de la détermination de l'âge de l'imago.

Suivant la caste, la durée de développement du couvain varie (Figure 8, Tableau 1).

Figure 8 : Développement journalier du couvain d'ouvrières d'*A. mellifera* (Colin, communication personnelle).

(jours 1 à 3 : stade œuf, jours 4 à 8 : stades 1, 2, 3, 4 et stade larvaire 5 non operculé, jours 9 à 10 : stade larvaire 5 operculé avant et pendant le tissage du cocon, jours 11 à 12 : stade larvaire 5 operculé après le tissage du cocon ou stade prénymphe, jours 13 à 20 : stade nymphal, jour 21 : stade imago et émergence).

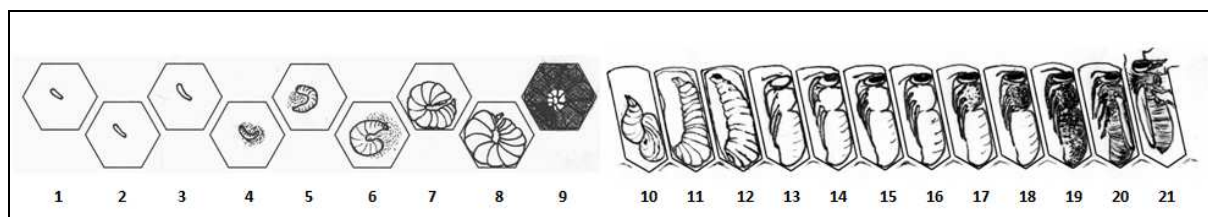


Tableau 1 : Durée du développement du couvain d'abeilles pour les 3 castes.

Ce tableau a été réalisé à partir de données issues de plusieurs études (Donzé, 1995 ; Martin, 1994 ; Martin, 1995b ; Rembold *et al.*, 1980 ; Winston, 1993). La durée de développement du couvain d'abeilles connaît toutefois de grandes variations dépendantes entre-autre de facteurs génétiques et climatiques.

Stades du développement du couvain d'abeilles		Durée de chaque stade (jours)			
		Reine	Ouvrière	Faux-bourdon	
Couvain ouvert	Stade oeuf		3,0	3,0	3,0
	Stades larvaires	1	4,6	5,5	6,3
		2			
		3			
		4			
Couvain operculé	5	non operculé	1,4	1,5	2,1
		operculé, avant et pendant le tissage du cocon			
		operculé après le tissage du cocon ou prénymphe			
Stade nymphal		4,6	8,0	8,9	
Stade imago pré-émergent		0,9	0,8	1,2	
Temps nécessaire pour un développement total (jours)		16	21	24	

Pour assurer le bon développement du couvain, la température des alvéoles est maintenue stable entre 30 et 37°C (moyenne = 34-35,5°C) (Fahrenheit *et al.*, 1989 ; Lavie, 1955). L'hygrométrie doit être très élevée surtout au stade œuf et dans les premiers stades larvaires (90 à 95 % d'humidité relative) (Doull, 1976). Contrairement aux zones de couvain, le reste de la ruche peut supporter des variations brusques de température et d'hygrométrie sous l'influence de facteurs tels l'importance de la colonie, la saison, le climat, les périodes de miellées, la surface de couvain.

Les temps totaux de développement depuis la ponte de l'œuf jusqu'à la naissance de l'abeille sont considérés comme 16, 21 et 24 jours pour respectivement les reines, les ouvrières et les faux-bourdon (Tableau 1). Cependant, de grandes variations sont observées sous l'influence de facteurs environnementaux, en particulier la chaleur et l'humidité. Un étalement des temps de développement du couvain entre 14-17, 16-26 et 20-28 jours respectivement est considéré comme normal (Winston, 1993).

3.1. Le couvain ouvert

Après le stade œuf, cinq stades larvaires se développent successivement dans le couvain ouvert, les larves étant alimentées et soignées par les abeilles nourrices jusqu'à l'operculation de l'alvéole.

3.1.1. Le stade œuf

Les œufs sont blanchâtres, cylindriques, de forme ovale allongée et mesurent 1-1,5 x 0,5 mm (Figure 9). Le poids est compris entre 0,12 et 0,22 mg. Ils ont d'abord une disposition verticale au fond des alvéoles, puis oblique et finalement horizontale vers le 3^{ème} jour. L'œuf éclot 3 jours environ après la ponte pour les 3 castes d'abeilles, et donne lieu à une larve de premier stade pesant 0,1 mg (Alberti et Hänel, 1986 ; Winston, 1993).

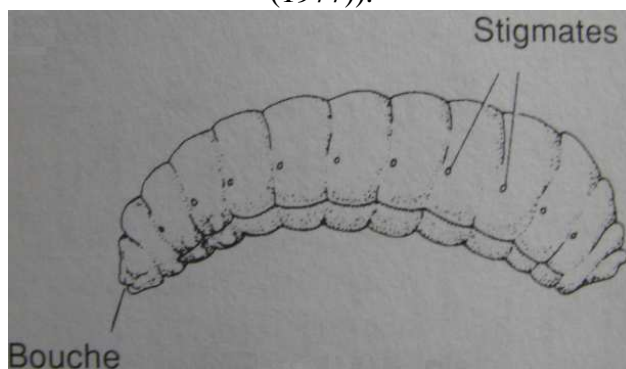
Figure 9 : Œufs pondus par la reine (les parois latérales des alvéoles ont été retirées)
(Contributeurs de Wikipédia, 2011a).



3.1.2. Les premiers stades larvaires

Les larves sont apodes, blanchâtres, sans yeux (Figure 10). Elles possèdent un appareil buccal simple qui va permettre la prise d'une nourriture fournie par les ouvrières sous forme d'une gelée ou d'une bouillie.

Figure 10 : Anatomie externe d'une larve d'abeille (Winston (1993) redessiné d'après Dade (1977)).



Les larves sont disposées au fond des alvéoles, couchées sur un côté et enroulées de telle façon à ce que la zone anale rejoigne la tête. Elles baignent dans la gelée larvaire et sont nourries par des ouvrières âgées de 3 à 15 jours post-émergence (Figure 11) (Brouwers *et al.*, 1987).

Figure 11 : Larves d'abeilles baignant dans la gelée royale (les parois latérales des alvéoles ont été retirées) (Contributeurs de Wikipédia, 2011a).



Le développement de l'abeille passe par 6 mues entraînant l'abandon de l'exosquelette du stade antérieur. Quatre de ces mues ponctuent la croissance de la larve, la cinquième termine l'état larvaire par le passage à l'état de nymphe, la sixième donne naissance à l'adulte parfait ou imago. Les quatre premières mues larvaires correspondent à des mues de croissances et se déroulent approximativement 1 fois toutes les 24 heures chez les ouvrières (Rembold *et al.*, 1980).

L'operculation a lieu 8 à 8,5 jours après la ponte des œufs d'ouvrières, 9 jours pour les œufs de faux-bourçons, 7 à 8 jours pour les reines. La larve (L5) atteint au moment de l'operculation un poids de près de 140-165, 190-250, 346 mg pour les larves d'ouvrières, de reines, et de faux-bourçons. À la fin du cinquième stade larvaire, une réserve de nourriture est constituée au fond de l'alvéole. Cette alvéole est alors fermée par un opercule de cire produite par les ouvrières. La durée du stade larvaire non operculé est d'en moyenne 5,5 jours pour les larves d'ouvrières, 4,6 jours pour les larves de reines, 6,3 jours pour les larves de faux-bourçons. On peut distinguer les différents stades larvaires en observant le diamètre de la tête et le poids des larves (Tableau 2) (Alberti et Hänel, 1986 ; Polycopié d'enseignement de zoologie appliquée de l'ENVA, 1996 ; Rembold *et al.*, 1980 ; Winston, 1993).

Tableau 2 : Diamètre moyen de la tête et poids des larves d'ouvrières aux différents stades larvaires permettant la distinction des différents stades larvaires (d'après Rembold *et al.*, 1980).

(L1, L2, L3, L4, L5 : stades larvaires 1, 2, 3, 4, 5 non operculés; LS : stade larvaire 5 operculé avant et pendant le tissage du cocon).

Stades larvaires	Diamètre moyen de la tête (mm)	Poids (mg) min-max
L1	0,33	0,10-0,5
L2	0,47	0,35-1,50
L3	0,70	1,3-6,0
L4	1,05	4,2-32
L5 +LS	1,58	27-280

3.2. Le couvain operculé

3.2.1. Le cinquième stade larvaire post-operculation

Après l'operculation de l'alvéole (Figure 12), la larve qui est dans son cinquième stade larvaire commence à se dérouler. Elle ingère alors le reste de la bouillie nutritive présente au fond de l'alvéole durant les cinq premières heures après l'operculation, puis se met à tisser son cocon qu'elle applique contre la paroi de l'alvéole. Durant 33 heures chez l'ouvrière et 40 heures chez le faux-bourdon, la larve est continuellement en mouvement, le dos plaqué contre la paroi de l'alvéole. La tête oscille de gauche à droite, ce qui permet l'application de la soie produite par les glandes séricigènes contre la paroi de l'alvéole. Dès 10 heures post-operculation, le septum entre l'intestin moyen et postérieur se rompt et la larve émet ses excréments qu'elle dépose contre la paroi, à la base de l'alvéole. Le tissage du cocon prend fin 33 à 36 heures post-operculation chez l'ouvrière, 48 à 52 heures post-operculation chez le faux-bourdon (Donzé, 1995 ; Donzé et Guérin, 1994 ; Donzé *et al.*, 1998a ; Jay, 1964 ; Snodgrass, 1956).

Après la fin du tissage du cocon, mais avant la mue nymphale (ou nymphose), la larve entre dans le stade prénympgal. Ce stade a une durée de 50 heures. La prénymphe s'immobilise sur le dos, la zone anale orientée vers la base de l'alvéole, la tête vers l'opercule. Au début du stade prénympgal et pour une période d'environ 6 à 10 heures, la prénymphe étend et raccourcit ses segments, et ainsi se meut d'avant en arrière (Alberti et Hänel, 1986 ; Donzé, 1995 ; Jay, 1963 ; Rembold *et al.*, 1980).

Figure 12 : Couvain operculé.

On distingue, dans la partie du haut, du couvain de faux-bourçons : les alvéoles operculées sont saillantes et bombées. Dans la partie du bas, on observe du couvain d'ouvrières, constitué d'alvéoles de diamètre réduit, moins bombées et saillantes comparées au couvain de faux-bourçons.



Aux 93^{ème} et 121^{ème} heures post-operculation pour respectivement le couvain d'ouvrières et de faux-bourçons, survient la nymphose qui ne dure que 30 à 40 minutes. Cette mue correspond à une mue de métamorphose qui va transformer la prénymphe en nymphe. La nymphe, alors totalement blanche (Figure 13), occupe approximativement le même diamètre que l'alvéole (Figure 69) (Donzé, 1995 ; Jay, 1962b). La métamorphose va se poursuivre tout au long du stade nymphal pour s'achever lors de la mue imaginale par l'apparition d'un imago.

3.2.2. Le stade nymphal

Au stade nymphal, la tête, les yeux, les antennes, les pièces buccales, le thorax, les pattes et l'abdomen possèdent les caractéristiques de l'adulte (Figure 13).

Figure 13 : Nymphe aux yeux blancs recueillie dans du couvain de faux-bourçons (Photo personnelle).

La nymphe initialement blanche va progressivement se pigmenter, ce qui va permettre d'estimer son âge (Figure 14) (Jay, 1962a ; Rembold *et al.*, 1980).



La cuticule se sclérotise peu à peu et une pigmentation progressive de la cuticule et des yeux est observée, ce qui va permettre d'estimer l'âge de la nymphe (Figure 14).

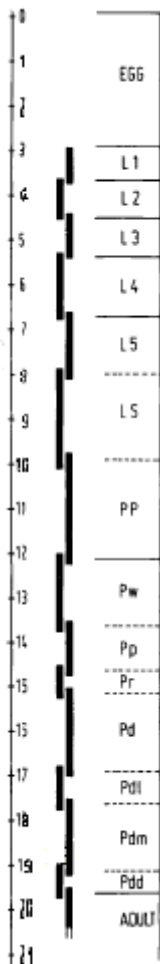


Figure 14 : Âges aux différents stades larvaires et nymphal d'une ouvrière (modifié, d'après Rembold *et al.*, 1980).

Au stade nymphal, une pigmentation progressive de la cuticule et des yeux est observée. Cette particularité va nous permettre de déterminer l'âge de la nymphe.

(Egg = œuf ; L1, L2, L3, L4 = stades larvaires 1, 2, 3, 4 ; Stade larvaire 5 divisé en 3 stades : stade larvaire 5 avant operculation (L5), stade larvaire 5 après operculation avant et pendant le tissage du cocon (LS), stade larvaire 5 après operculation et tissage du cocon ou prénymphe (PP) ; Pw = Nymphe aux yeux blancs ; Pp = Nymphe aux yeux roses ; Pd = Nymphe aux yeux pourpres ; Pdl = Nymphe aux yeux marrons foncés et à la coloration du thorax claire ; Pdm = Nymphe aux yeux marrons foncés et à la coloration du thorax intermédiaire ; Pdd = Nymphe aux yeux marrons foncés et à la coloration du thorax foncée ; Adult = Adulte).

Les nymphes, immobiles, ne se nourrissent pas, ne grandissent pas et aucun changement extérieur de forme n'est observé. Les organes internes subissent par contre des remaniements importants (Winston, 1993).

Le stade nymphal dure environ 8 à 9 jours pour les ouvrières et les faux-bourçons, 4 à 5 jours pour les reines. Il est suivi de la 6^{ème} et dernière mue appelée mue imaginale qui va faire passer la nymphe au stade adulte (Winston, 1993).

3.2.3. L'imago

Après la mue imaginale, la jeune abeille adulte (Figure 15) reste dans l'alvéole durant 10 à 20 heures et est très active.

Figure 15 : Imago prêt à émerger recueilli dans du couvain de faux-bourçons (Photo personnelle).



L'émergence de la jeune abeille se déroule vers 260 à 290 heures post-operculation pour les ouvrières (Donzé et Guérin, 1994 ; Lobb et Martin, 1997 ; Martin, 1998a ; Rosenkranz, 1990), et 330 à 366 heures post-operculation pour les faux-bourçons (Donzé et Guérin, 1994 ; Lobb et Martin, 1997 ; Moritz et Jordan, 1992). L'imago utilise ses mandibules pour perforer l'opercule de cire qui ferme l'alvéole. Après avoir élargi suffisamment l'entrée de l'alvéole, la jeune abeille sort sa tête, puis son corps et émerge. Une fois sur le rayon, l'imago étale ses ailes et antennes, laisse sécher les soies de son corps et commence ses activités.

Le poids des abeilles à l'émergence est très variable: il est de 81-151, 196-225 et 178-292 mg respectivement pour les ouvrières, faux-bourçons et reines. Les facteurs influençant le poids sont nombreux : la race, la taille, le nombre et l'âge des nourrices, la population de la colonie, la disponibilité en nectar et en pollen, la présence de maladies, et la saison (Winston, 1993).

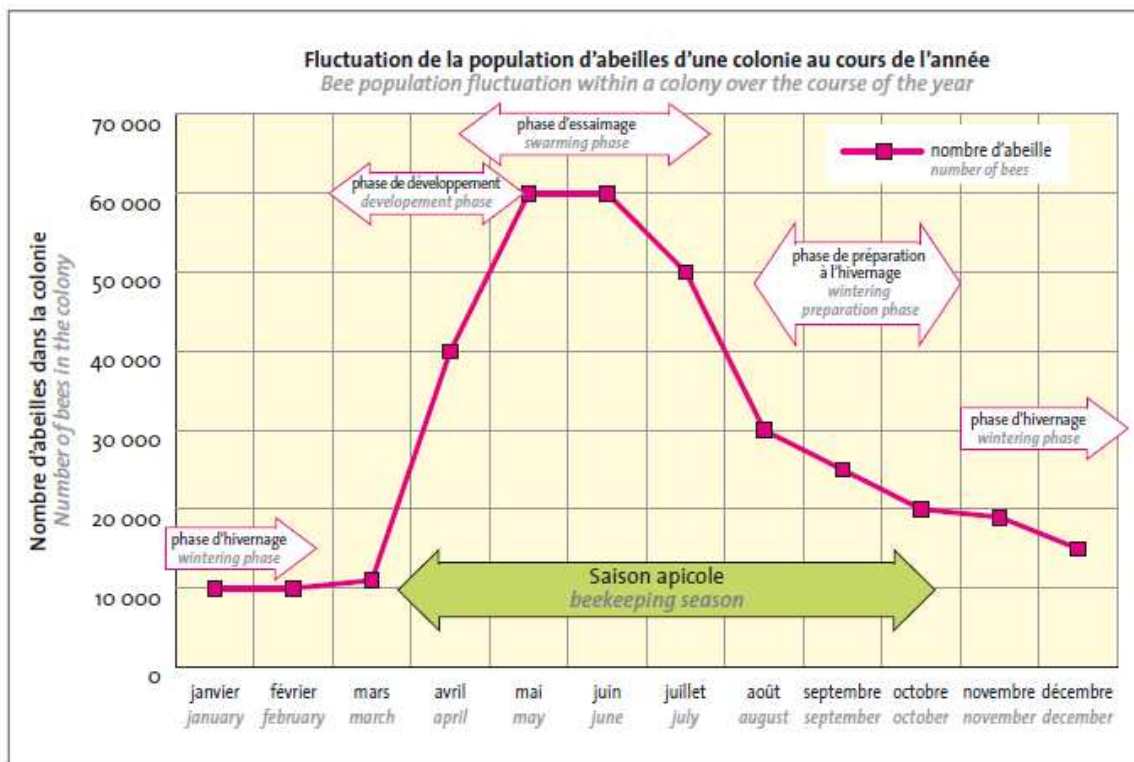
4. Dynamique de population

4.1. Éléments généraux

Selon la saison et le climat, la colonie d'abeilles se compose de 10000 à 60000 ouvrières et de 0 à 6000 faux-bourçons et d'une unique reine (Figure 16) (Alberti et Hänel, 1986). La

population d'abeilles atteint son apogée en fin de printemps, début d'été en climat tempéré (Imdorf *et al.*, 1996b).

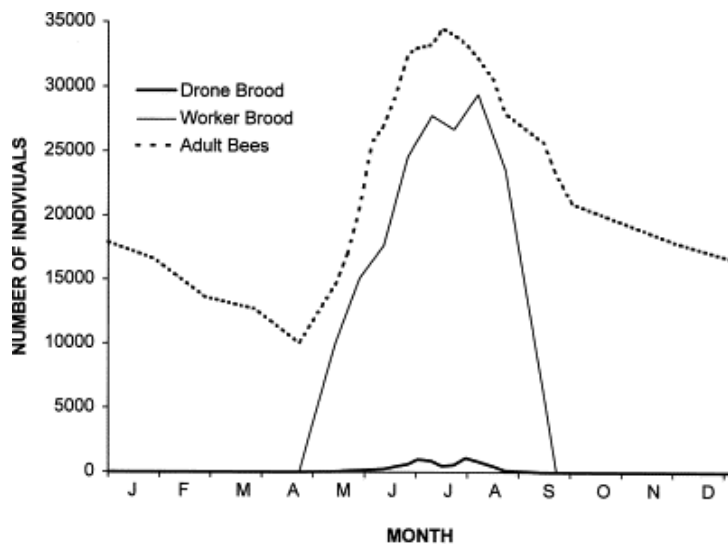
Figure 16 : Population théorique moyenne d'abeilles par ruche, selon la saison, en climat tempéré (Toma *et al.*, 2009).



En région tempérée, durant la saison hivernale (octobre à mars), un arrêt de la ponte d'œufs est constaté (Figure 17) (Imdorf *et al.*, 1996b). Cependant, cet arrêt n'est pas toujours total et de petites plages de couvain peuvent être observées dans les ruches (Lavie, 1955). Ce phénomène est fortement dépendant des facteurs climatiques, de la race et de la force de la colonie d'abeilles (Martin, 2001b).

Figure 17 : Évolution du nombre journalier d'abeilles adultes et d'abeilles en développement dans du couvain de faux-bourçons et d'ouvrières (Martin, 1998a).

(number of individuals = nombre d'individus, drone brood = couvain de faux-bourçons, worker brood = couvain d'ouvrières, adult bees = abeilles adultes ; month = mois).



Afin de résister au froid, les abeilles forment une grappe dense, au sein de laquelle elles sont en état de métabolisme ralenti, interrompu régulièrement pour permettre l'alimentation dans les réserves de nourriture accumulées pendant la belle saison (Alberti et Hänel, 1986 ; Van Nerum et Buelens, 1997).

Quand les colonies sont saines, la mortalité individuelle des abeilles d'hiver ne dépasse pas 10 % (Colin, communication personnelle). Toutefois, Avitabile (1978) indique qu'en climat froid, une réduction de 50 % de la population d'abeilles durant l'hiver peut être normale.

4.2. La dérive des ouvrières

La dérive des ouvrières consiste en un échange permanent d'abeilles ouvrières entre colonies voisines. C'est un phénomène fréquent dans un contexte de fortes densités de colonies. Ce phénomène ne réduit pas l'espérance de vie des abeilles ayant changé de colonies. Les abeilles étrangères à la colonie sont facilement acceptées en période de miellée et sont indésirables en période de disette (Pfeiffer et Crailsheim, 1998).

4.3. Le pillage

Le pillage se produit principalement lors de situations de disette et affecte les colonies faibles ou malades. On distingue le pillage latent où quelques abeilles pillardes vont petit à petit épuiser les réserves des colonies les plus faibles, et un pillage plus violent où les abeilles pillardes vont attaquer en grand nombre ce qui va engendrer un comportement de défense caractéristique de la part de la colonie pillée. Cette dernière, si elle est trop faible pour défendre l'entrée de la ruche, ne pourra empêcher le vol des provisions. Le pillage peut ainsi aboutir à la mort de la colonie pillée (Fries et Camazine, 2001 ; Winston, 1993).

4.4. L'essaimage

L'essaimage est un processus naturel de division de la colonie d'abeilles en deux populations. Il se déroule le plus souvent dans la période allant de mi-avril à mi-juillet quand la population d'abeilles est à son apogée et qu'une alimentation abondante est disponible (Figure 16).

À cette période, quelques jeunes larves d'abeilles femelles nourries avec une bouillie larvaire particulière vont évoluer à l'intérieur de cellules royales en futures reines. L'essaimage se produit généralement cinq à sept jours avant la naissance des jeunes reines. La première reine qui éclôt tue alors les autres à l'intérieur des cellules royales en ouvrant les alvéoles par le côté (Fries *et al.*, 2003 ; Gilley et Tarpy, 2005).

La reine en place quitte la ruche avec une partie des ouvrières pour former un nouvel essaim qualifié de 'primaire'. Cet essaim va rapidement se mettre en grappe et se fixer provisoirement sur un support en attendant de trouver un site permanent. Dans la ruche, reste une partie des ouvrières, le couvain et des cellules royales en développement.

Pendant la même période, d'autres essaimage sont susceptibles de survenir. La reine contenue dans le nouvel essaim est alors une jeune reine non fécondée. Ces essaimage, généralement moins peuplés que l'essaimage primaire, sont qualifiés suivant leur ordre de départ de secondaire, tertiaire,....

5. Défense de la colonie d'abeilles face aux agents pathogènes

Différents éléments, tant à l'échelle individuelle qu'à l'échelle de la colonie, vont participer à la défense de la colonie d'abeilles face aux agents pathogènes :

- une défense comportementale :
 - o le comportement de nettoyage des alvéoles par les ouvrières (Boecking et Spivak, 1999) ;
 - o la présence, au sein des colonies d'abeilles, d'ouvrières spécialisées dans l'activité de retrait des abeilles malades et des cadavres en dehors de la ruche (1 à 2 % des ouvrières) (Visscher, 1983) ;
 - o l'auto-épouillage et l'allo-épouillage (Fries et Camazine, 2001).

- une protection morphologique :
 - o la cuticule chitineuse qui constitue une barrière entre milieu externe et interne (Boecking et Spivak, 1999) ;
 - o la couche cireuse externe qui empêche l'évaporation de l'eau ;
 - o la valve proventriculaire capable de filtrer les spores ingérées.

- une protection physiologique :
 - o l'utilisation de substances complexes à propriétés antibactériennes comme la cire, la propolis, le miel (Fries et Camazine, 2001) ;
 - o la courte espérance de vie et le remplacement rapide par des individus sains (Boecking et Spivak, 1999) ;
 - o induction d'une 'fièvre' au sein de la colonie en cas d'infection par des agents pathogènes (augmentation moyenne de 0,56°C lors de l'infection expérimentale d'une colonie d'abeilles par *Ascosphaera apis*) (Starks *et al.*, 2000).

- Une protection immunitaire :
 - o les insectes ont un système immunitaire inné permettant une réponse immune humorale (enzymes et facteurs antimicrobiens) et cellulaire (hémocytes) régulé par de nombreux gènes. La réponse immunitaire peut être appréciée en suivant l'expression de gènes codant pour des enzymes de l'immunité (ex : la phénol oxydase, la glucose deshydrogénase, la glucose oxydase, le lysozyme, l'eater) ou en quantifiant les peptides antimicrobiens (ex : l'abaecine, la défensine, l'apidaecine, l'hymenoptaecine). Le nombre de marqueurs de l'immunité est en constante évolution depuis l'amélioration des techniques de biologie moléculaire (Di Prisco *et al.*, 2011 ; Evans, 2006 ; Evans *et al.*, 2006 ; Yang et Cox-Foster, 2005).

MCours.com